

氏 名	木 村 誠
生 年 月 日	
本 籍	
学 位 の 種 類	博士（学術）
学 位 記 番 号	社博甲第 118 号
学位授与の日付	平成 25 年 3 月 22 日
学位授与の要件	課程博士（学位規則第 4 条第 1 項）
学位授与の題目	系列学習過程に関する比較心理学的検討 (A comparative study on a serial learning process)
論 文 審 査 委 員	委員長 谷内 通 委 員 松川 順子, 小島 治幸 竹内 義晴, 岡田 努

学 位 論 文 要 旨

ヒトにおける情報処理能力の一つとして、事象の順序関係に関する情報処理能力が挙げられる。ヒトによる情報の序列化は、具体的な水準から抽象的な水準に至るまで非常に柔軟に行われることが知られている。また、実際の社会場面においては個別に学習された順序関係が適用できる状況は極めて限定されるが、そのような中でもヒトが柔軟に情報の序列化を行うことができるという事実は、ヒトが常に変化する状況の中でその状況において正解とされる情報の序列を臨機応変に形成していることを示唆するものである。文脈あるいは直前の刺激に応じて適切な情報の序列化を行うことは、ヒトが社会において適応的に生きてゆくために重要な能力であるといえるだろう。1970 年代後半から盛んになった比較認知心理学においても、動物の情報の序列化に関する能力は主要な研究課題として検討されてきた。ヒト以外の動物における事象の序列に関する心的表象の形成・操作能力については、主に系列学習と呼ばれる研究領域において多くの比較検討がなされてきた。一方で、系列学習過程の比較研究の対象とされてきた動物種はサル、ハト、ヒトの 3 種であり、種間比較によって得られてきた知見は比較的限定されたものであったといえる。そのため、系列学習の進化的意義についての知見を得るためには、さらに多くの動物種を対象として研究を展開し、比較可能なデータを得る必要があるといえる。

本論文は、げっ歯類の系列情報処理能力について比較心理学的アプローチを展開するための新たな方法論を構築し、比較可能なデータを得ること、系列学習研究を未検討の動物種において展開するために必要な実験課題の開発と当該の動物種の認知能力に関する基礎データを得ることを目的とし、12 の実験からなる実証的研究を行ったものである。

第 1 章では、系列学習研究のレビューと系列学習研究を比較心理学的に展開する上での問題点について論じた。系列学習研究において、ヒト、サル、ハトについては、ディスプレイ上に同時に提示された複数の視覚刺激に対して定められた順序で反応することが要求され、定められた順序で反応した場合には報酬が与えられるという同時連鎖法と呼ばれる共通の実験手法を用いた研究が行われており、種間の系列学習過程の差異が明らかにされてきた。一方で、マウスやラットといった代表的な実験動

物であるげっ歯類の系列学習については、直線走路を用いた報酬系列学習という異なる方法論を用いて研究が行われており、他種との直接的な比較が困難であった。このことから、げっ歯類を用いた研究において蓄積されてきた系列学習に関する知見を他種と共通の次元で議論することを可能にするためには、方法論の差異を克服する必要があることが指摘された。

第2章では、げっ歯類と他の種における方法論の差異を克服し、げっ歯類における系列学習研究を比較心理学的に展開するための新たな実験装置である改良型 Hi11 迷路の開発と、実験装置としての有効性について論じた。実験1から実験4では、1匹のラットを用いて改良型 Hi11 迷路の実験装置としての有効性を吟味した。その結果、4項目系列までの習得が可能であることが示された。実験5では、複数の個体が安定して3項目系列を学習することを示し、個体間一般性を確認した。また、実験5では3項目系列の習得において、ラットが項目刺激の配置に対応した反応パターンを個別に学習した可能性についても併せて検討した。結果、ラットが刺激配置の視覚的形態に応じた反応パターンを習得した可能性は排除された。これらの結果から、改良型 Hi11 迷路は、同時連鎖法と比較的等価な実験事態を実現することが可能であり、げっ歯類における知見を他種と比較可能とする点で比較心理学的な意義を有するものと考えられた。

第3章では、ラットの系列学習過程について論じた。系列学習における基本的な学習過程としては、隣接する項目間の連合を形成することによって系列的な反応が可能となる項目間連合の形成と、先行する項目を手がかりとするのではなく、各項目が持つ系列位置情報を手がかりとして反応する系列位置学習の2つが挙げられる。先行研究において、ハトは3項目系列においては「項目Aに最初に反応する、項目Cには最期まで反応しない、項目Cに反応する前に残った項目に反応する」というデフォルトルールに基づいた反応を示すが、系列の長さが4項目以上となった場合には、項目間連合の形成によって系列を学習することが知られている。また、ヒト、サルにおいては線形的な心的表象の形成による系列位置学習が行われていることが知られている。実験6においては、同時連鎖法を用いた研究において学習過程を査定するためのテスト手法であるワイルドカードテストと部分系列テストを用いて、3項目系列におけるラットの系列学習過程を検討した。結果、全強化プローブ法を用いた部分系列テストでは、原系列において隣接しなかったAC対についても系列位置順序に従った反応が認められた。項目Cの弁別手がかりとなるはずである項目Bの不在にも関わらずACという反応が見られたという結果は、直前の項目が手がかりとなることを仮定する項目連合学習から説明することは困難である。また、項目間連合の視点から解釈すると、ワイルドカードを導入することによって生成される3つの系列は、新たに学習する際の難易度がそれぞれ異なることが予測される。しかしながら、ワイルドカードテストにおける習得速度においては、予測された習得速度の差異は認められなかった。このことから、ラットが項目系列を項目間連合の形成によって習得しないことが強く示唆された。実験7では、4項目系列の学習過程について検討した。ハトを用いた研究では、3項目系列とは異なり、4項目以上から構成される系列を提示されるとワイルドカードテスト、部分系列テストともに、系列の末端の項目以外の中間項目に対する遂行がチャンスレベルにまで劣化することが分かっている。4項目系列を習得させた後にワイルドカードテストと部分系列テストを実施した。結果、ラットは系列を構成する項目数が4項目となった場合にも、両テストにおいて中間項目に対して有意に反応し、ハトが示すようなデフォルトルールと項目間連合に基づかないことが示唆された。これらの結果から、改良型 Hi11 迷路におけるラットの系列学習過程は系列位置情報の学習による可能性が高いことが示され、ハトよりもサルの学習過程に近いことが示唆された。また、系列的な学習事態における生理過程に関する研究では、空間情報と時間情報を短期記憶に保持することが強く求められる課題において、

海馬の損傷が空間位置の再認課題を劣化させることが示されている。実験8においては、改良型Hill迷路を用いて3項目系列を習得させた後に海馬CA1領域とCA3領域の破壊を行い、3項目系列の再訓練に及ぼす影響を検証した。結果、手術後の再訓練においても速やかな習得が認められたことから、生理研究において使用される系列的な課題と本研究で用いられた改良型Hill迷路においては異なった過程が関与していることが示唆された。系列学習に関する先行研究と、実験1から実験8までの本研究の成果から、ヒト、サル、ハト、ラットの系列学習においては、項目連合学習だけでなく、デフォルトルールのような反応方略レベルの学習から、系列位置情報の学習という比較的高次の情報処理までの複数の過程が関与していることが強く示唆された。このことから、これらの系列的な情報の処理過程の系統発生的起源についてさらに明らかにするためには、系統発生においては哺乳類と鳥類の分岐以前に共通祖先から分岐した動物種について検討する必要があることが明らかとなった。

第4章では、研究対象とする動物種としての両生類の選定と、両生類を対象とした系列学習研究の展開の問題点と展望について論じた。系列学習研究を比較心理学的な側面から展開するためには、比較心理学の対象としてあまり検討されてこなかった動物種のうち、どの種に優先順位を置いて研究を進めるべきかを検討することが必要である。そのためには、系列学習研究の近接領域において得られている知見から系列学習において未検討の動物種の能力を推測することが有効であると考えられた。Bitterman (1965)が提示した比較研究の成果を吟味した結果、魚類と爬虫類の間において学習能力の転換が行われた可能性が指摘された。哺乳類と鳥類が分岐する以前の共通祖先を共有する動物であり、魚類と爬虫類の間に位置する動物は両生類である。このことから、未検討の動物種のうち両生類を対象とした系列研究への展開を行うことが妥当であると考えられた。一方で、系列学習研究に限らず両生類を対象とした研究の成果は非常に少ない。一般的に両生類は飢餓動因の統制が困難であり、代表的な報酬訓練の手続きである食餌性の報酬訓練に適さないことが知られている。このように、報酬訓練を用いた実験の実施が困難であることから、これまで両生類の学習能力を示す基礎データは僅かしか示されてこなかった。したがって、両生類において系列学習研究を展開するためには、有効な報酬訓練の手続きを確立することが必須であることが指摘できる。また、同時連鎖法を用いた系列学習研究を両生類において実現するためには、実験に用いる動物が視覚弁別能力を有することが前提となる。そのため、系列学習研究への展開のための予備的研究として、視覚刺激を用いた同時弁別課題を検討し、視覚刺激に対する弁別学習の能力を検証する必要があると考えられた。

第5章では、アカハライモリにおける視覚弁別学習について検討した。実験9から実験12では、水報酬を用いた同時明暗弁別学習を両生類において実現するための適切な実験条件および手続きについて検討を行った。結果、体表の乾燥方法と乾燥時間を調節することにより、水報酬に対する動機づけを操作できることが明らかとなった。また、この手法を用いて4個体を明暗に関する視覚同時弁別課題で訓練した結果、すべての個体において学習の成立の習得を確認することに成功した。到達率において個体差が認められたことから、水報酬への動機づけの統制については課題が残るものの、両生類において視覚刺激を用いた同時弁別課題が可能であることが示されたことから、同時連鎖法を用いた系列学習研究を両生類において展開するための前提条件を確立したと考えられる。これらの結果は、両生類における系列学習への今後の展開を通じて、系列情報処理過程の起源を探るための比較心理学研究について、1つの可能性を開くものであると考えられた。

第6章では、第5章までの研究の総括と今後の課題について論じた。本研究においては、改良型Hill迷路の開発により、報酬系列学習という独自の方法論において発展してきたげっ歯類と、同時連鎖法を用いて検討されてきたヒト・サル・ハトの方法論的な問題を克服し、両者を共通の枠組みで議論す

るための新たな実験手法を確立することに成功した。また、同時連鎖法において用いられてきた代表的なテスト手法が改良型 Hill 迷路においても再現可能であることを示し、ラットの学習過程がハトではなく、サルに近いものであることを示すことができた。また、系列学習研究を比較心理学的に展開するため、両生類研究の方向性と有効な実験条件を提示することができた。本研究においては、系列学習研究の新たな展開への展望を示す多くの結果が得られた一方で、系列学習の進化的意義を検討するためには不十分な点も多く存在する。例えば、系列情報に関する能力の獲得について正確な知見を得るためには、当該の動物種がどのような選択圧の下で認知能力の進化が生じたのかについても検討することが必要である。ある能力が、それぞれの種においてどのような生態学的要請の下で進化したのかについては、系列学習における比較研究においても十分に検討されていない。比較に用いる動物種の生態の共通性と差異を手がかりとして選択圧の特定を行うことなど、今後検討すべき課題と展望を提示した。

Abstract

The present study examined serial learning processes in rats and visual discrimination learning in newts to explore a possibility for future serial learning studies in amphibians. First, previous studies involving human, monkey, pigeon, and rat's serial learning ability were reviewed. Next, the following 12 experimental examinations were presented. In Experiments 1,2,3,4, and 5, the effectiveness of the modified Hill maze was investigated. As a result, rats could learn a three- and four-item series stably. In Experiments 6 and 7, the serial learning process in rats was investigated. Rats performances in the subset test and wild card test suggested that they have knowledge of ordinal position, and their performance was not based on formation of inter-item association. The learning strategy of rats was similar to monkeys rather than pigeons. Experiment 8 showed that lesion of the hippocampus did not have a significant effect for three-item series performance in the modified Hill maze. In Experiments 9, 10, 11, and 12, the visual discrimination learning ability of newts was investigated. Newts could learn a simultaneous visual black and white discrimination task in a dry T-maze using water as reward. Determining the serial learning ability of newts using the modified Hill maze might be possible in the future. These findings are expected to contribute to reveal the evolutionary origin of serial learning processes and related selection pressure in ecology.

論文審査の結果の要旨

本論文は、動物の系列学習能力について学習実験を通じて検討した研究である。系列学習とは、一定の順序で生起する事象の時間的前後関係に関する学習である。特に1970年代末から盛んになった比較認知研究においてハト等の鳥類とアカゲザル等の霊長類を中心に行われた研究の流れと、伝統的な学習心理学における部分強化研究から展開したラットにおける研究の流れが存在する。前者はコンピュータ・ディスプレイ上に同時に提示される視覚刺激に対して定められた順序で反応することを学習させる「同時連鎖法」と呼ばれる方法によって検討されてきた。後者のラットにおける研究は、直線走路と呼ばれる装置において一定の順序で変化する報酬量や報酬の有無について学習させる手法が用いられてきた。これらの2つの研究では異なる系列学習理論が提案されたが、学習課題の相違が大きな障害となって、系列学習過程の比較や理論の統合は行われてこなかった。本論文は、このような背景から、霊長類や鳥類において行われてきた同時連鎖法と類似し、ラットに適用可能な実験方法を考案してその学習を検討することにより、従来は比較困難であった種間の系列学習について比較することを目指したものである。

論文構成と得られた成果の要旨は以下の通りである。

第1章は、比較心理学および学習心理学領域で行われてきた系列学習研究についてまとめている。同時連鎖法の確立とこれを用いた実験的研究の主要な成果について総覧し、特に学習過程を検証する技法としての、下位系列テスト、ワイルドカードテスト、複数系列の併行学習と項目入れ替え法を用いた研究例から、同じ同時連鎖法による系列遂行を学習した場合でも霊長類とハトでは異なる学習過程が関与していることを明らかにしている。すなわち、霊長類は系列を構成する要素である各項目の系列位置を学習しており、先行項目が不在の場合でも、特定の項目の系列内での順序に応じた遂行が可能であることが示されている。これに対し、ハトは最初に反応すべき項目と最後に反応すべき項目を学習し、中間項目については先行項目と後続項目の間に連合を形成することを明らかにしている。また、各項目を任意の順序で配置した系列の研究から展開し、数量に基づく序列の理解について検討した霊長類の最近の研究、ヒトの系列学習能力の発達について同時連鎖法を用いて検討した諸研究、およびげっ歯類における報酬系列学習の基本的な知見についても整理している。総説では、これらの研究の歴史的な経緯を説明した上で、系列学習能力の進化について系統発生から明らかにするためには非霊長類のほ乳類における比較可能な知見が必要であるという問題を導き出している。この問題設定から、ラットにおいて同時連鎖法による霊長類・鳥類研究と比較可能な知見を得ることの重要性を論じている。

第2章では、ラットに適用可能な実験課題の開発過程で得られた実験的成果について報告している。視覚優位の霊長類や鳥類ではコンピュータ・ディスプレイ上に提示した視覚刺激に対して反応させる学習課題が確立しているが、これをそのままラット等の非視覚優位の動物に適用することは困難であることを先行研究から論じている。この問題について、筆者は、Hill迷路とよばれる主に1940年前後に別の心理学的問題の検討のために活用されたラット用迷路を改良することで、非視覚優位の動物に対しても適用可能な系列学習課題を考案した。特に、オリジナルのHill迷路について、項目の順序に関する記憶レベルでの系列学習ではなく、(1) 反応パタンの学習でも解決可能である、(2) 時間順序ではなく空間位置による解決が可能である、という問題を指摘し、迷路を周回型にすること、および項目を空間位置ではなく空間位置を変更可能な視・触覚刺激とすることによりこれらを解決してい

る。実験1と実験2では、Hill迷路の改良の前提となる視・触覚刺激の弁別学習が可能であること、実験3では改良型Hill迷路において定められた順序で異なる項目を選択させる3項目系列(A-B-C)をラットが学習可能であること、実験4では4項目系列(A-B-C-D)を学習可能であることを報告している。実験5では、3項目系列の学習後に試行内での項目の空間位置の入れ替えが遂行に影響しないことを示し、改良型Hill迷路におけるラットの遂行が特定の反応パターンによる学習ではないことを確認している。

第3章では、改良型Hill迷路におけるラットの学習過程を検討した実験の成果について報告している。実験6では、霊長類や鳥類の系列学習過程の検証に用いられてきたワイルドカードテストが改良型Hill迷路における3項目系列の学習において実施可能であることを示している。また、下位系列テストを適切に遂行したことで、ワイルドカードによって分断された系列を遂行可能であったことから、ラットの遂行が項目間連合によらない可能性を示唆するデータを得ている。しかしながら、3項目系列における下位系列テストとワイルドカードテストは、ハト型の連合学習方略でも対処可能であることが指摘されている。そこで、実験7では、ハト型の遂行によるこれらのテストの解決が不可能であることが知られている4項目系列の学習において、下位系列テストとワイルドカードテストにおいてラットが適切に遂行可能であることを示した成果を示している。実験8では、学習後の海馬損傷が3項目系列の遂行に与える影響について予備的に検討した成果を報告している。結果としては、海馬破壊は3項目系列遂行に対して有意な障害を与えなかったことから、改良型Hill迷路における遂行は、長期記憶に保持された情報を基にして遂行しており、ワーキングメモリへの負荷は小さい課題であることを論じている。最後に、改良型Hill迷路を用いたラットの系列学習の成果と問題点から本研究が持つ意義についてまとめ、今後の方向性について展望している。

第4章では、ほ乳類と鳥類以外の動物への系列学習研究の展開に関して理論的に検討している。まず、主要な動物の生物学的な系統発生と、学習過程の進化に関する従来の主要な知見について、比較学習領域を中心にまとめている。特に、ほ乳類・鳥類と硬骨魚類の間で知られている質的に異なる学習現象について紹介し、系統発生上でこれらの種をつなぐと考えられる爬虫類と両生類、特に研究例の少ない両生類における比較研究の必要性を論じている。その上で、両生類の学習について検討した先行研究から、両生類の学習実験が困難であるとされてきた原因について検討している。特に食餌性実験における動機づけ操作の難しさを指摘し、両生類の生態学的特徴としての水の重要性から、乾燥環境からの着水を報酬とした実験の可能性を導き出している。

第5章では、両生類の中でもアカハライモリを系列学習実験の対象として用いるため、前提となる弁別学習の成立について検討している。実験9-11では、T迷路と呼ばれる学習装置において着水が学習実験における報酬として機能するための動機づけ操作について検討している。その結果、強すぎる乾燥操作では学習は成立するが動物の健康状態を害する可能性があること(実験9)、弱すぎる乾燥操作では学習が成立しないこと(実験10)を受けて、両者を両立させる動機づけ操作法を確立した(実験11)。実験12では、この動機づけ方法を利用し、アカハライモリにおいて明暗を手がかりとした弁別学習が可能であることを、各種のアーティファクトを排除したテストを通じて確認している。本論文内ではアカハライモリの系列学習研究には至らなかったものの、前提となる視覚弁別学習を有尾目両生類においては初めて示したことを受け、今後の研究の方向性について展望をまとめている。

第6章では、本研究の総括と今後の展望についてまとめている。特に学習能力の進化について研究するためには、学習過程の相同(homology)と相似(analogy)の識別が必要であるという比較研究の論理について紹介し、さらに、動物の学習能力は、系統発生だけではなく、生態学的条件によっても

影響を受けることから ラット等の非霊長類のほ乳類や両生類を含む多様な種へ比較研究を展開することの重要性を説明している。

本研究については、特に以下の3点を高く評価できる。第1に、霊長類・鳥類における同時連鎖法と比較可能な実験手法を考案し、実際にラットが学習可能であることを証明したことである。第2に、ラットの系列学習過程に関する諸テストから、ラットがハト型の連合学習だけではなく、霊長類で示されてきた各項目の抽象的な系列位置についても学習することを証明した点である。これらの成果の学術的重要性は明らかであり、既に学会誌に2本の論文として記載されている。第3に、両生類という学習実験が困難であるとされてきた動物を対象として一定の実験成果を上げたことである。学習実験において新たな種を用いることには大変な苦勞が伴う。定番の実験動物を使用する場合とは異なり、飼育法、動機づけ操作、有効な報酬の特定、実験装置の諸特徴とのマッチング、予期しないアーティファクトの除外等の研究業績には直結しない準備段階の研究が必要となるからである。本研究の実験9-11 および記載されていない予備的検討はまさにそのような過程を表している。その上で、有尾目両生類においては初めてとなる視覚弁別学習の成立を確認したことは、系列学習だけでなく多様な研究の可能性を開くものであり、高く評価することができる。

一方で、いくつかの要望も挙げられる。第1に、筆者が考案した改良型Hill迷路と従来の同時連鎖法の差異に関する考察である。同時に提示される項目間の選択を求めるという点では共通するものの両者の間にはいくつかの違いが存在する。その相違点が比較研究において持つ意味や今後の改良の必要性に関する具体的な考察が望まれる。また、ラットにおける海馬の破壊実験による系列学習過程の生理学的実験やアカハライモリの弁別実験を成立させるための予備的検討については、個人内のノウハウとして留めるべきでない重要な知見を含んでいるがデータ数という点で公刊に足る水準には至っていない。今後の研究により、系列学習における海馬の関与、あるいはアカハライモリの学習における動機づけの統制に関する研究として確立することを希望する。また、多様な種の学習を比較することは重要な作業であることは間違いないが、系列学習以外の学習現象については、関与する学習過程や認知機能については従来の議論の一部のみを取り上げており、全体像を十分には反映していないように思われる。系列学習能力の進化においてどのような淘汰圧が関係したのかについても、理論的な考察が尽くされていない。学習現象を媒介する心的過程とその進化に関わる要因に関する考察については、今後のさらなる検討を期待したい。

以上のように、いくつかの要望も指摘されたが、独創的なアイデアに基づく実験を長期にわたって行うことにより重要な学術的発見を得ており、いくつかの研究は既に査読付き論文として学界の評価を得ている。以上から、審査者全員一致で本論文を合格と判定した。